

中国和邻近地区杉科特有植物的 核型及其进化水平的初步研究

李林初

(复旦大学生物系, 上海)

摘要 中国和邻近地区杉科特有植物的核型类型, 柳杉属、水松属、水杉属均为“1A”, 杉木属、台湾杉属分别为“1B”和“2B”, 它们的进化水平似依序递增并组成A-柳杉属-----水松属-----台湾杉属和L-水杉属-----杉木属二条演化路线。该结果得到某些形态学性状和古植物学的支持, 基本上适用于整个杉科。

关键词 中国, 杉科, 核型, 进化

中国和邻近地区的杉科 (Taxodiaceae) 特有植物^[1]计有柳杉属 (*Cryptomeria*) 的柳杉 (*C. fortunei*) 和日本柳杉 (*C. japonica*); 水松属 (*Glyptostrobus*) 的水松 (*G. pensilis*); 水杉属 (*Metasequoia*) 的水杉 (*M. glyptostrobooides*); 杉木属 (*Cunninghamia*) 的杉木 (*C. lanceolata*)、德昌杉木 (*C. unicanaliculata*)^[2]、米德杉木 (*C. unicanaliculata* var. *pyramidalis*)^[2]、台湾杉木 (*C. konishii*) 和厚皮杉木 (*C. lanceolata* var. *corticosa*)^[3]; 台湾杉属 (*Taiwania*) 的秃杉 (*T. flousiana*) 和台湾杉 (*T. cryptomerioides*) 等5属9种2变种, 其中包括国家重点保护的水杉、秃杉 (一级)、水松、台湾杉 (二级)、德昌杉木 (三级) 等珍贵树种和杉木等重要经济林木。不少学者曾在形态、解剖、胚胎、细胞、孢粉、化石等方面作过很多工作, 但尚未见对它们的进化水平作过全面讨论。笔者根据核型资料就中国及其邻近地区杉科特有植物的进化水平进行初步探讨, 皆在为研究杉科的系统演化打下基础。

一、中国及其邻近地区杉科特有植物的核型

中国及其邻近地区的杉科特有植物中除了厚皮杉木外都已作过核型分析, 笔者将有关资料^[4—10]经适当处理后列表1 (资料来源均作注明), 核型类型的划分和核型不对称系数的计算分别按 Stebbins^[11]和 Arano^[12]的方法。

柳杉属 柳杉属包括柳杉和日本柳杉, 后者的核型由 Toda^[5, 13—15]作过详细研

究, 11对染色体全为中部着丝点(随体长度计算在臂内), F和J染色体的短臂有次缢痕。笔者^[4]和肖德兴等^[16]进行了柳杉核型的分析, 结果基本相同, 11对染色体也具中部着丝点, 本作者置于11号(肖9号)的染色体具次缢痕(随体长度也计算在臂内)。由表1可见柳杉和日本柳杉核型的各项数据十分接近, 染色体长度比(最长/最短)均小于2, 没有臂比大于2的染色体, 为最对称的“1A”核型, 表明了柳杉属植物核型的稳定性。但日本柳杉的染色体长度比和核型不对称系数均略高于柳杉, 按Stebbins^[11]染色体进化理论, 前者似比后者稍为进化。

Toda^[14]认为日本柳杉J染色体短臂上的“连接丝”(connecting fiber)连接着“小体”(köpfchen)(这里的连接丝是次缢痕部位, 小体是狭义的短臂——本作者)和一个大随体, 但 Schlarbaum 等^[17]在观察日本柳杉时由于某种原因来见小体, 把“连接丝”叫作“长着丝点区域”(long kinetochore region); 肖德兴等^[16]也称在柳杉具长着丝点区域的9号染色体上未观察到“小体”。其实在他们的有关图中都隐约可见小体。笔者^[4]的柳杉11号染色体的小体较为清晰(见图1括弧中)。柳杉属植物有关染色体的“小体(短臂) - 大随体”结构可能是它们核型的一个特征。

水松属 水松属仅水松一种, 肖德兴等^[18]和笔者^[6]报道了它的核型, 结果基本一致, 11对染色体全具中部着丝点(肖的3对“sm”也为中着丝点染色体)。由表1可见, 它的染色体长度比小于2, 没有臂比大于2的染色体, 为“1A”核型。肖和笔者都发现水松也有一对染色体具“小体(短臂) - 大随体”结构, 也许是它核型的一个特征。

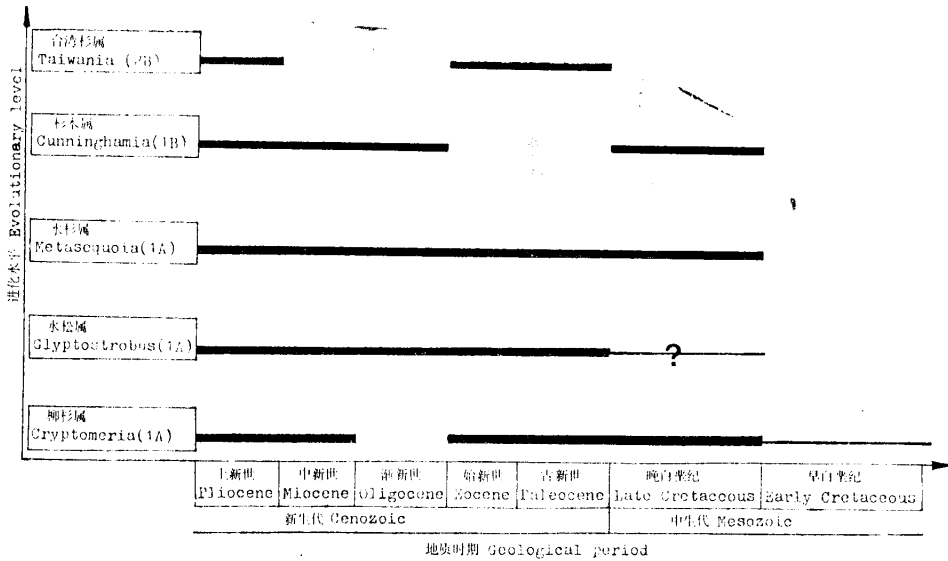


图1 中国及其邻近地区杉科特有属的进化水平和化石出现的地质时期
Fig. 1 The evolutionary levels and geological periods of Taxodiaceae's endemic genera in China and neighbouring area

表1 中国及其邻近地区杉科特有植物的核型比较
Table 1 The karyotype comparison of Taxodiaceae's endemic plants in China and neighbouring area

属名 Genus	种名 Species	核型公式 Karyotypic formula	平均臂比 (属的平均值) Arm ratio in mean (Mean of the genus)	染色体长度比 (属的平均值) Ratio of the longest chromosome to the shortest (Mean of the genus)	臂比大于2的 染色体比例 Proportion of chromosomes with arm ratio > 2	核型类型[11] Karyotypic type	核型不对称系数 As·K%[12] (属的平均值) Index of the karyo- typic asymmetry (Mean of the genus)
柳杉属 <i>Cryptomeria</i>	柳杉[4] <i>C. fortunei</i>	K(2n) = 22 = 22m(2SAT)	1.15	1.41	0	1A	53.08
	日本柳杉[5] <i>C. japonica</i>	K(2n) = 22 = 22m(4SAT)	1.15 (1.15)	1.50 (1.46)	0	1A	53.48 (53.28)
水松属 <i>Glyptostrobus</i>	水松[6] <i>G. pensilis</i>	K(2n) = 22 = 22m	1.24	1.50	0	1A	54.81
水杉属 <i>Metasequoia</i>	水杉[7] <i>M. glyptostrobooides</i>	K(2n) = 22 = 22m(2SAT)	1.23	1.85	0	1A	54.85
杉木属 <i>Cunninghamia</i>	杉木[1] <i>C. lanceolata</i>	K(2n) = 22 = 22m(4SAT)	1.30	2.50	0	1B	55.91
	台湾杉木[9] <i>C. konishii</i>	K(2n) = 22 = 20m(4SAT) + 2sm	1.35	2.60	0	1B	56.15
	德昌杉木[2] <i>C. unicanaliculata</i>	K(2n) = 22 = 20m + 2sm	1.31	2.42	0	1B	56.78
	米蕨杉木[2] <i>C. unicanaliculata</i> var. <i>pyramidalis</i>	K(2n) = 22 = 18m + 4sm	1.32 (1.32)	2.52 (2.51)	0	1B	56.88 (56.43)
台湾杉属 <i>Taiwania</i>	秃杉[10] <i>T. flousiana</i>	K(2n) = 22 = 16m + 6sm	1.48	2.21	0.18	2B	57.91
	台湾杉[9] <i>T. cryptomerioides</i>	K(2n) = 22 = 18m + 4sm	1.44 (1.46)	2.69 (2.45)	0.18	2B	57.09 (57.50)

1) 包括[8]和本作者的杉木核型资料(未发表)

水杉属 水杉属也仅水杉一种, 笔者^[7]继方永鑫^[19]和 Schlarbaum等^[20]观察了它的核型, 由表 1 可见具 11 对中部着丝点染色体的 7 号染色体短臂上有一随体, 这是前人都没有发现的。根据 10 个细胞的平均测量数据^[7], 水杉的染色体长度比小于 2, 没有臂比大于 2 的染色体, 为“1A”核型。8、10、11 号染色体具“小体(短臂)-大随体”结构, 这是水杉核型的又一特征。Schlarbaum 等^[20]没有标明其测量数据取自几个细胞, 从他们的资料来看, 水杉的染色体长度比大于 2, 为“1B”核型, 9、10、11 号染色体为具长着丝点区域的特殊染色体, 与本作者的结果有差别。

杉木属 杉木属包括杉木、德昌杉木、米德杉木、台湾杉木和厚皮杉木, 除后者外都进行过核型分析^[8, 9, 21] (包括本作者对杉木核型的观察)。由表 1 可见, 仅杉木全具中部着丝点染色体, 其他各种都出现了 1—2 对近中着丝点染色体。4 种植物都没有臂比大于 2 的染色体, 染色体长度比大于 2, 为“1B”核型, 各项数据也相当接近, 表明了杉木属植物核型的稳定性。但就它们的平均臂比和染色体长度比来看, 似有杉木比较对称而原始、德昌杉木和米德杉木较进化、台湾杉木更进化的趋势, 核型不对称系数也基本上支持这个趋势。该分析与徐炳声、方永鑫^[21]认为“德昌杉木和米德杉木很可能是从杉木的自然群体衍生的群体遗传多样性与极端的生态环境相互作用的产物”的结论相吻合。核型更进化的台湾杉木也许也是这样形成的杉木的衍生物。

台湾杉属 台湾杉属包括台湾杉和秃杉, 郭幸荣等^[9]报道台湾杉的核型由 9 对中部着丝点和 2 对近中着丝点染色体组成。笔者^[10]分析了秃杉的核型, 它有 8 对中部着丝点和 3 对近中着丝点染色体, 3 号具“小体(短臂)-大随体”结构。从表 1 可见, 台湾杉和秃杉的染色体长度比都超过 2 并具 2 对臂比大于 2 的染色体 (占 0.18), 为“2B”核型。尽管秃杉具有较多的近中着丝点, 但平均臂比和核型不对称系数与台湾杉接近, 而后的染色体长度比远大于秃杉, 似见台湾杉比较进化。

根据上述核型资料, 中国及其邻近地区杉科特有属的检索表如下:

1. 染色体长度比小于 2, 为“1A”核型
 2. 染色体长度比大于 1.80 木杉属 (*Metasequoia*)
 2. 染色体长度比小于或等于 1.50
 3. $As \cdot K\%$ 大于 54.50, 平均臂比较大, 约 1.24 水松属 (*Glyptostrobus*)
 3. $As \cdot K\%$ 小于 53.50, 平均臂比较小, 约 1.15 柳杉属 (*Cryptomeria*)
1. 染色体长度比大于 2, 为“1B”或“2B”核型
 4. “1B”核型, 各对染色体的臂比均小于 2, 没有或仅有 1—2 对近中着丝点染色体 杉木属 (*Cunninghamia*)
 4. “2B”核型, 2 对染色体臂比大于 2, 有 2—3 对近中着丝点染色体 台湾杉属 (*Taiwania*)

二、中国及其邻近地区杉科特有植物核型的进化水平

综上所述, 根据 Stebbins^[22]核型愈不对称愈进化的理论, 从表 1 可见虽然柳杉属、水松属和水杉属同为较原始的“1A”核型, 但柳杉属的各项数值最小, 因此似最对称和原始, 水松属的平均臂比和核型不对称系数略高于柳杉属而稍比它进化, 水杉属又以较高的染色体长度比较前二属进化。“1B”核型的杉木属以其大于 2 的染色体长度比及较高的平均臂比和核型不对称系数较“1A”核型的各属进化, “2B”的台湾杉属则具 1 对臂

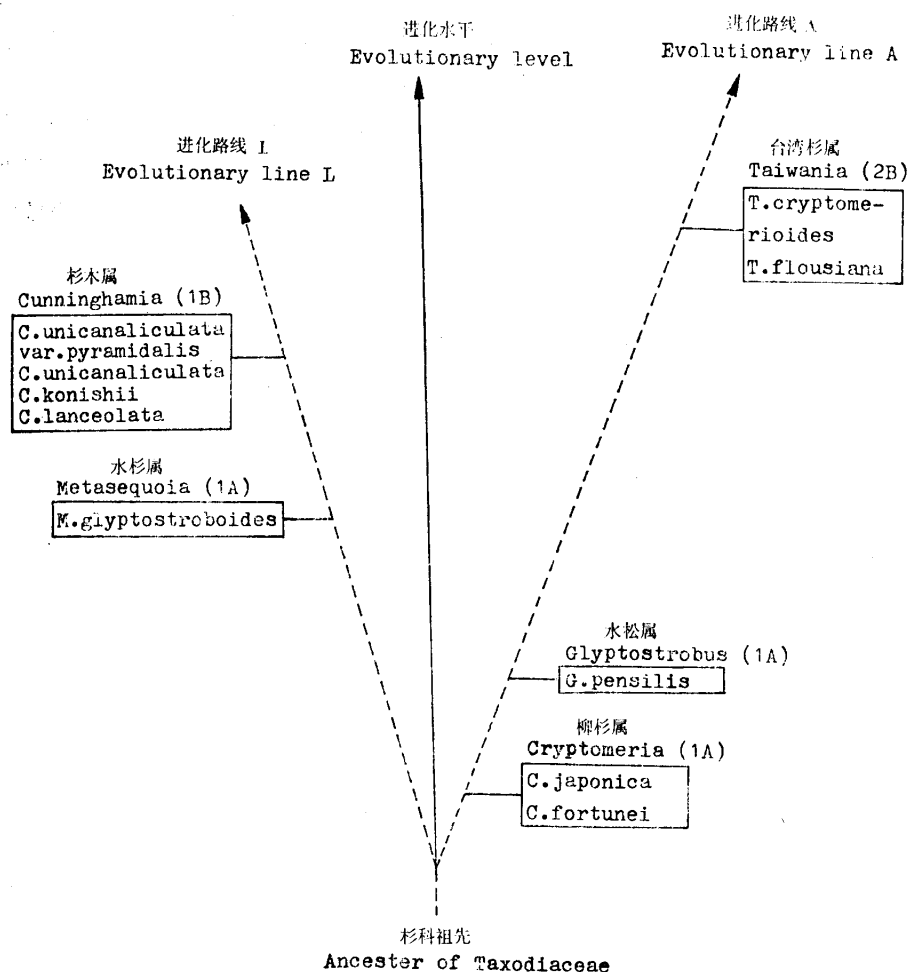


图2 中国及其邻近地区杉科特有属的进化水平和可能演化路线
Fig. 2 The evolutionary levels and probable evolutionary lines of
Taxodiaceae's endemic genera in China and neighbouring area

比大于2的染色体(占0.18), 平均臂比和核型不对称系数也较大, 其核型最不对称而比上述四属都进化。它们的进化水平似以柳杉属、水松属、水杉属、杉木属和台湾杉属之序递增(见图2)。值得指出的是Sterling^[23]认为根据杉科各属球果鳞片的演化, 可见柳杉属最原始、台湾杉属最进化, 与笔者根据细胞学资料的分析结果一致, 两者互相支持。

化石是记录植物演化历史最可靠的证据之一。根据Florin^[24]博大精深的古植物学研究资料, 按其进化水平顺序排列的上述五属化石出现的地质时期如图1粗黑线段所示。尽管该资料可能远非完整, 但已可见各属最早化石出现的地质时期与其进化水平是基本吻合的, 最原始的柳杉属的化石出现于晚白垩纪, 至少没有比其他属更迟, 最进化的台湾杉属则出现在较晚的古新世。从这个资料来看, 鉴于水杉属和杉木属的最早化石

出现在晚白垩纪,不妨推测比它们原始的水松属的确凿的晚白垩纪化石很可能会被发现,从而解除 Florin 对此时期水松属化石的疑问(图1中用问号示之),柳杉属的化石则也许会在更古老的地层中发现。十分有趣的是, Rouse^[25] 和 Schweitzer^[26] 果然找到了水松属的晚白垩纪化石, Schweitzer^[27] 还根据有关资料认为柳杉属在中生代中期以前就已发展(这些结果在图1中用细墨线表示),由此可见,化石资料在一定程度上表明了笔者对上述五属核型进化水平研究的正确性。这些化石资料也许是不够完整的,但至少目前有力地支持了笔者的研究结果。

三、中国及其邻近地区杉科特有植物核型的可能演化路线

Stebbins^[22]在讨论核型的进化时指出,“核型不对称性的增加,或是染色体两臂长度不等,或是同一核内不同染色体大小不等。”根据笔者的研究^[28],由表1也可见,柳杉属、水松属、台湾杉属似乎位于A-进化路线(即第①进化路线)上,其特征是核型不对称性的增加主要表现在反映“染色体两臂长度不等”的平均臂比快速递增,而“不同染色体大小不等”的染色体长度比提高甚慢。水杉属、杉木属则似位于L-进化路线(即第②进化路线)上,其特征为核型不对称性的增加主要在于反映“不同染色体大小不等”的染色体长度比增长甚快,而“染色体两臂长度不等”的平均臂比上升较慢。二条进化路线如图2所示。台湾杉属的球果种鳞发达、苞鳞退化而杉木属则苞鳞大、种鳞很小^[1],似乎在形态特征上反映和代表了这二条演化路线,某些胚胎学性状也基本上支持这二条路线^[28]。笔者还发现,A、L进化路线不仅适用于杉科各属,被子植物小檗科(Berberidaceae)近缘的八角莲属(*Dysosma*)、桃儿七属(*Sinopodophyllum*)、足叶草属(*Podophyllum*)自然类群的核型也有类似的演化现象^[29],表明这二条进化路线可能具有一定的普遍意义。

值得指出的是,Echenwalder^[30]应用形态、解剖、胚胎、孢粉、染色体等49个性状计算的杉科各属间的百分相似性(Percentage similarity)也基本支持笔者对我国及其邻近地区杉科五属核型的进化水平和二条可能的演化路线的分析。表示该结果的图2中,演化路线的虚线之意即在“可能”并留待杉科其它属的填入。

致谢 承吴征镒教授审阅全文。

参 考 文 献

- 1 郑万钧,傅立国.中国植物志(第七卷).北京:科学出版社,1972:284—312
- 2 王德银,刘和林.植物分类学报 1982; 20: 230—232
- 3 阙再灵,李景熹.西南师范学院学报(自然科学版)1981; (1): 106
- 4 李林初,徐炳声.林业科学 1984; 20: 323—326
- 5 Toda Y. *Kromosomo* 1981; 1—23: 707—712
- 6 李林初.林业科技 1984(5): 5—6
- 7 李林初.武汉植物学研究 1986; 4: 1—5
- 8 方永鑫,夏晓敏.上海师范学院学报(自然科学版)1981; (2): 69—74
- 9 Kuo S R, Wang T T, Huang T C. *Taiwania* 1972; 17: 66—80

- 10 李林初. 植物分类学报 1986; 24: 376—381
- 11 Stebbins G L. Chromosomal evolution in higher plants. London, Edward Arnold, 1971, 85—94
- 12 Arano H. *Bot Mag Tokyo* 1963; 76: 32—39
- 13 Toda Y. *Kromosomo* 1979; Ⅱ—14: 404—407
- 14 Toda Y. *Jour Jap For Soc* 1980; 62: 264—269
- 15 Toda Y. *Kromosomo* 1981; Ⅱ—21—22: 611—614
- 16 肖德兴, 董金生. 林业科学 1984; 20: 431—433
- 17 Schlarbaum S E, Tsuchiya T. *Jour Heredidy* 1981; 72: 62—63
- 18 肖德兴, 董金生. 江西农业大学学报 1983; (3, 4): 87—90
- 19 方永鑫. 生物学通讯(上海师范学院) 1981; (4): 7—10
- 20 Schlarbaum S E, Johnson L C, Tsuchiya T. *Bot Gaz* 1983; 144: 559.
- 21 徐炳声, 方永鑫. 植物学报 1986; 28: 150—155
- 22 Stebbins G L. Variation and evolution in plants. New York, Columbia University Press, 1950, 442 475
- 23 Sterling C. *Amer J Bot* 1949; 36: 461—467
- 24 Florin R. *Acta Hort Bergiani* 1963; 20(4): 121—132
- 25 Rouse G E. *Canadian Jour Earth Sci* 1967; 4: 1185—1197
- 26 Schweitzer H J. *Palaeontographica* 1974; 149B: 1—89
- 27 Schweitzer H J. *Palaeontographica* 1963; 113B: 1—29
- 28 李林初. 自然杂志 1987; 待发表。
- 29 李林初. 云南植物研究 1986; 8: 451—457
- 30 Eckenwalder J E. *Madrono* 1976; 23(5): 237—300

A PRELIMINARY STUDY ON THE KARYOTYPES AND THEIR EVOLUTIONARY LEVELS OF TAXODIACEAE'S ENDEMIC PLANTS TO CHINA AND NEIGHBOURING AREA

Li Linchu

(Department of Biology, Fudan University, Shanghai)

Abstract The karyotypic types of Taxodiaceae's endemic plants to China and neighbouring area are: *Cryptomeria*, "1A"; *Glyptostrobus*, "1A"; *Metasequoia*, "1A"; *Cunninghamia*, "1B"; *Taiwania*, "2B". According to the Stebbins' [25] karyotypic evolutionary theory and karyotypic analyses of the five genera, the present author suggests that their sequence of evolutionary level from primitive to progress would be *Cryptomeria*, *Glyptostrobus*, *Metasequoia*, *Cunninghamia*, *Taiwania* and there be two evolutionary lines probably: A-*Cryptomeria* ---- *Glyptostrobus* ---- *Taiwania* and L-*Metasequoia* ---- *Cunninghamia*. The conclusions are supported by some evidences accumulated during the past in the fields of morphology, embryology, palaeobotany and so on and shown in Fig. 1.

Key words China; Taxodiaceae; Karyotype; Evolution